

植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展^①

潘庆民 韩兴国 白永飞 杨景成

(中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室 北京 100093)

摘要 非结构性碳水化合物是参与植物生命过程的重要物质。蔗糖不仅是植物体内碳水化合物运输的主要形式,而且可以在基因表达水平上对细胞内的代谢进行调节。果聚糖是植物营养组织碳水化合物的主要暂贮形式;淀粉是植物主要的长期贮存物质之一。植物体内非结构性碳水化合物的代谢在很大程度上影响着植株的生长发育和对环境因子的响应。综述了植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展,着重介绍了蔗糖、果聚糖和淀粉代谢的生理过程及对环境因子(温度和水分)和人为因素的响应机制。

关键词 非结构性碳水化合物,生理生态,蔗糖,果聚糖,淀粉

Advances in Physiology and Ecology Studies on Stored Non-Structure Carbohydrates in Plants

PAN Qing-Min HAN Xing-Guo BAI Yong-Fei YANG Jing-Cheng

(Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract Non-structural carbohydrates are important substances involved in plant life processes. Sucrose not only is the main form of translocating carbohydrates, but also can regulate the metabolism in plant cells at the level of gene expression. Fructan is the main form of carbohydrates temporarily stored in vegetative organs, while starch is one of the main substances long-term stored in plants. To a great extent, the metabolisms of non-structure carbohydrates affect the plant growth, development, and response to environmental factors. Here we summarize the advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants, concentrating upon the physiological processes of sucrose, fructan, and starch and their responding mechanisms to environmental factors such as temperature and water and human factors.

Key words Non-structural carbohydrate, Physiology and ecology, Sucrose, Fructan, Starch

碳水化合物是植物光合作用的主要产物,按其存在形式可分为结构性碳水化合物和非结构性碳水化合物两种。前者(如木质素、纤维素)主要用于植物体的形态建成;后者(如葡萄糖、果糖、蔗糖、果聚糖、淀粉)则是参与植株生命代谢的重要物质。蔗糖不仅是植物体内碳水化合物运输的主要形式,而且可以在基因表达水平上对细胞内的代谢进行调节。果聚糖是植物营养组织碳水化合物的主要暂贮形式。在草原生态系统中,刈牧后牧

① 国家重大基础研究项目(G2000018607)、国家自然科学基金项目(30170670)和中国科学院知识创新工程重大项目(KSCX1-08)资助。

作者简介:潘庆民,男,34岁,博士,副教授。主要从事小麦高产优质生理生态和草地初级生产力维持机制方面的研究。白永飞,男,35岁,博士,副研究员。主要从事草原生态系统区域生产力稳定性维持机制、生物地球化学循环方面的研究。

收稿日期:2001-05-24 接受日期:2001-10-30 责任编辑:姜联合

草的恢复生长和越冬牧草的萌发生长都与植株果聚糖的代谢密切相关(Donaghy and Fulkerson, 1998; Cairns *et al*, 1999)。主要农作物小麦(*Triticum aestivum* L.)在营养生长阶段积累的碳水化合物也是以果聚糖为主,而且果聚糖的合成与降解对于籽粒产量和品质均具有重要影响(Kühbauch *et al*, 1989)。淀粉是植物主要的长期贮存物质之一,也是主要农作物籽粒和牧草种子的主要组成物质。非结构性贮藏碳水化合物在植株体内的代谢在很大程度上影响着植株的生长及对环境的响应(Koch, 1996; Van den Ende *et al*, 1999; Loewe *et al*, 2000)。本文着重介绍非结构性贮存碳水化合物蔗糖、果聚糖和淀粉代谢的生理生态学研究进展。

1 蔗糖的代谢

蔗糖在植物体内是碳水化合物运输的主要形式,也是碳水化合物暂贮的形式之一。近来,越来越多的证据表明,蔗糖可以在基因表达水平上对细胞内的代谢过程进行调控(Gibson, 2000; Koch *et al*, 2000),它在植物生长发育过程中的重要作用已得到广泛的关注(夏叔芳等, 1989; 苏丽英等, 1989; Lunn *et al*, 1999)。自 Leloir 和 Cardini(1955)在小麦胚中发现蔗糖磷酸合成酶(EC 2.4.1.14, SPS)以来,植物体各器官蔗糖代谢的研究有了很大进展。一般认为,植物细胞中蔗糖合成与降解的平衡调节依赖于蔗糖磷酸合成酶(SPS)、蔗糖-6-磷酸酯酶(EC 3.1.3.00, Suc-6-Pase)、蔗糖合成酶(EC 2.4.2.13, SS)、及蔗糖酶(EC 3.2.1.26)的协同作用(Champigny, 1995; Ho, 1996)。在植物体内蔗糖的合成主要依靠蔗糖磷酸合成酶/蔗糖-6-磷酸酯酶(SPS/Suc-6-Pase)系统,而 SS 主要是将输入至籽粒中的蔗糖降解为尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)去合成淀粉等碳水化合物。

近来,关于植物组织中蔗糖代谢的调节日益受到重视。在菠菜(*Spinacia oleracea* L.)和大麦(*Hordeum vulgare* L.)上,叶片光合速率的提高可以诱发 SFS 的光激活(Light-activation)而促进蔗糖的合成(Neuhaus *et al*, 1990)。而大豆(*Glycine max* L.)叶片中的蔗糖合成受到同化物需求的反馈调节(feedback regulation)(Rufty *et al*, 1983)。随着研究的不断深入,关于蔗糖代谢调节目前已达到酶分子水平,这主要得益于蔗糖磷酸合成酶对光因子的生理生态适应机制的研究。开始人们发现在某些植物上,蔗糖磷酸合成酶照光时较黑暗条件下活性显著升高(Pollock and Housley, 1985; Stitt *et al*, 1988; Huber *et al*, 1989);后来的研究发现光因子对蔗糖磷酸合成酶活性的调节是通过酶蛋白的共价修饰实现的,主要是酶蛋白的可逆磷酸化过程。失活的蔗糖磷酸合成酶在照光条件下酶蛋白脱磷酸化而被激活,处于活化态的蔗糖磷酸合成酶会因在黑暗条件下而失活(Huber and Huber, 1996; Echeverria *et al*, 1997)。目前,“酶蛋白磷酸化调节酶活性”在硝酸还原酶(Douglas *et al*, 1997)、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(Duff *et al*, 1996)等光调节酶上也得到了证实。关于蔗糖合成对其他生态因子如温度(Monroy *et al*, 1998)、水分(Foyer *et al*, 1998)、土壤盐胁迫(Garcia *et al*, 1997)的响应机制亦有所研究。但是与对光因子的响应相比较,此方面的工作还相当薄弱。

2 果聚糖的代谢

<https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t2002-30>

果聚糖是高等植物花组织(Hendry and Wallace, 1993)和温带牧草和谷物营养组织

(Pollock and Cairns, 1991) 碳水化合物主要贮藏形式, 对于牧草刈割后的恢复生长和越冬后的萌发生长以及谷物籽粒产量的形成均具有重要作用。果聚糖的合成与降解主要受 3 个酶的调控。一是蔗糖: 蔗糖果糖基转移酶 (Sucrose: Sucrose fructosyl transferase, EC 2.4.1.99, SST); 二是果聚糖: 果聚糖果糖基转移酶 (Fructan: Fructan fructosyl transferase, EC 2.4.1.100, FFT); 三是果聚糖外水解酶 (Fructan exo-hydrolase, EC 3.2.1.26, FEH) (Archbold, 1940; Cairns *et al.*, 1999; Lüscher *et al.*, 2000; Vergauwen *et al.*, 2000)。

采用物质分析和同位素示踪对果聚糖合成的研究均表明, 蔗果三糖是最初合成的第一个三聚糖 (Cairns *et al.*, 1988, Housley *et al.*, 1989), 这在低温处理的植株上的非离体叶片上亦得到了证实 (Chatterton *et al.*, 1988)。植物组织中果聚糖的合成基本上符合 Edelman 和 Jefford (1966) 提出的“Precursor-Product”关系, 即果聚糖是在蔗糖的基础上, 逐个链接上果糖残基使果聚糖长链延伸。由于在黑暗条件下对离体叶片饲喂蔗糖, 可以诱导果聚糖的合成, 蔗糖作为果聚糖合成最主要的中间体已经得到进一步的证实 (Wagner and Wiemken, 1987)。S T 以蔗糖为专一受体, 主要催化果聚糖合成的第一步反应, 合成聚合度 (DP) 为 3 的果聚糖, FFT 主要催化增加链长的反应。FEH 则主要参与果聚糖的分解, 从果聚糖的果糖基末端, 一次降解一个果糖残基, 直到剩下一个蔗糖分子。

关于植物果聚糖代谢的生理生态学研究, 最杰出的工作当属英国草地与环境研究所的 Pollock 和 Cairns 等的工作, 他们自 20 世纪 80 年代以来对黑麦草 (*Lolium perenne* L.) 果聚糖代谢及其与环境因素的关系做了详细的研究。此外, 瑞士的 Wanger 等 (1983; 1987) 在大麦上、比利时的 Van den Ende 等 (1999) 在菊苣 (*Cichorium intybus* L.) 上均做了大量研究。综观前人的工作主要集中在如下几个方面: 1) 营养器官果聚糖代谢的季节性变化。牧草的茎中, 一般在开花受精前就开始积累果聚糖; 在开花后籽粒灌浆过程中果聚糖逐渐降解, 至地上部枯死时降解结束, 但是温带草原多年生牧草在茎节基部积累大量果聚糖, 而这些部位节芽的萌发就形成了翌年的分蘖 (Borrell *et al.*, 1989; Kuhbauch *et al.*, 1989)。牧草叶鞘中, 果聚糖的积累主要是在秋季和早冬进行, 而果聚糖的降解与春季牧草快速生长前的短暂的蔗糖的快速积累相一致 (Pollock and Jones, 1979; McGrath, 1988)。牧草根系中, 果聚糖代谢的季节变化报道较少。在英国, 黑麦草的根系整个冬季都在积累果聚糖 (Pollock and Cairns, 1991)。2) 叶片果聚糖的代谢。大田作物和牧草成熟叶片的果聚糖含量低于茎秆和叶鞘 (Pollock and Jones, 1979), 但是研究叶片果聚糖代谢的意义在于以下两个方面, ①探讨低温对多年生牧草营养枝果聚糖积累的影响; ②观测牧草和谷物离体叶片在光照条件下的迅速积累。通过这些试验可以检验 Archbold 等提出的假说, 即果聚糖的积累在碳需求不足 (例如寒冷、矿质营养限制、使用生长抑制剂等) 或碳供应增加 (例如增加叶面积、光合时间、CO₂ 浓度等) 时会得到促进。Housley 等 (1985) 的研究表明, 在可控条件下对黑麦草离体叶片照光, 可溶性碳水化合物的总量在取下后的 72 h 内持续增加, 最初积累增加的几乎都是蔗糖, 一段时间后丙糖和其它寡聚糖以及高分子量的果聚糖逐渐积累。黑麦草植物组织中碳水化合物的总量可达干重的 60% - 70%, 而且约有 60% 的碳水化合物是果聚糖, 而蔗糖的含量在诱导几小时后趋于稳定。基本上证实了 Archbold 等提出的假说。3) 分生组织果聚糖代谢。牧草和谷物的留茬常常具有较高的碳水化合物浓度 (Smith, 1973)。当成熟的叶鞘积累果聚糖时, 正在生长的叶片的底部亦可以积累较高浓度

的果聚糖(Housley and Volence, 1988; Spollen and Nelson, 1988)。Schnyder 和 Nelson(1989)研究发现分生区果聚糖浓度呈空间梯度变化,而且这种梯度相当稳定。由于牧草和谷物的叶片是从基部节间分生组织生长出来,每个细胞都要在伸长区经历数次的间隔周期为 24 h 的伸长过渡,稳定的果聚糖梯度出现在不断变化的细胞中,表明每个细胞的果聚糖浓度处于迅速的变化中,这方面的数据已经被应用于计算此过程流的大小(Pollock and Cairns, 1991)。分生区的果聚糖积累速率约为 $6 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{h}^{-1}$,与黑麦草的离体叶片果聚糖的净积累速率($5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{h}^{-1}$)十分接近(Housley and Pollock, 1985)。Pollock 等(1986)的研究认为果聚糖的合成可以提高自韧皮部至新生细胞之间蔗糖的浓度梯度,同时也会降低由于碳水化合物贮藏引起的渗透势的影响;这些问题在 C_4 植物上也应该同样存在,但是事实并非如此,在玉米(*Zea mays* L.)和高粱(*Sorghum vulgare* Pers.)的分生组织根本检测不到果聚糖的存在。可见在分生组织中果聚糖积累的真正的生理意义至今还不清晰。

值得一提的是,果聚糖虽然仅存在于禾本科的 C_3 植物中,但也不是所有的 C_3 植物都积累果聚糖(Pollock and Cairns, 1991)。Chatterton 等(1989)在两个温控系统的控制条件下,对 185 种植物的果聚糖积累进行了详细研究,发现 C_3 植物中起源于冈瓦纳大陆的扁芒草属(*Danthonia* Lam. et DC)、针茅属(*Stipa* L.)、落芒草属(*Oryzopsis* Michx.)和芦苇属(*Phragmites* Trin.)的草本植物积累果聚糖较少。Smouter 和 Simpson (1989)的研究也表明果聚糖代谢在属、种、亚种水平上存在相似性。但是迄今为止,不同属、种的植物之间果聚糖代谢的比较研究还相当有限,推测不同植物由于起源和进化途径的差异,碳水化合物代谢上亦可能存在对环境的不同响应机制。

3 淀粉的代谢

淀粉是植物主要的能量贮存物质,也是重要的工业原料。近十年的研究表明,通过基因技术改变淀粉的代谢途径提高作物产量或生产新的工业原料至少从理论上是可行的(Müller and Kossmann, 1994)。这一诱人的前景使得许多研究把目标定位于淀粉合成的几个关键酶的特性及其基因的克隆上(Preiss and Sivak, 1996),从而加深了人们对淀粉代谢的认识。目前关于淀粉代谢的研究主要集中在两个方面。一是淀粉的合成途径。在植物体内淀粉的合成部位主要是造粉体,但亦可在叶绿体中进行。造粉体和叶绿体虽然同是质体,但存在于完全不同的器官中。前者是在贮藏器官(如块根、块茎、籽粒)中,后者是在光合器官(如叶片)中。叶绿体和造粉体的淀粉合成途径基本一致,其不同之处在于:叶绿体中合成淀粉所需要的 6-磷酸果糖(F6P)、6-磷酸葡萄糖(G6P)、1-磷酸葡萄糖(G1P)来源于光合作用暗反应合成的磷酸丙糖(TP)的进一步转化,而造粉体中的上述磷酸己糖来源于蔗糖的降解。Keeling 等(1988)利用核磁共振波谱仪对小麦籽粒造粉体内淀粉合成进行了详细研究。其中蔗糖合成酶(SS)主要催化蔗糖的分解,尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(uridine diphosphate glucose pyrophospheralase, UDPGPPase)主要催化形成 G1P,而腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(adenosine diphosphate glucose pyrophospheralase, ADPGPPase)主要催化淀粉合成时葡萄糖的供体腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG)的形成。可溶性淀粉合成酶(SSS)催化一分子葡萄糖连接到“淀粉引物”(Glc_(n))上。淀粉合成酶分可溶性淀粉合成酶(Soluble starch synthase, SSS)和淀粉粒结合态淀粉合成酶(granule-bound starch synthase, GBSS)。前者

主要催化合成支链淀粉,后者则主要催化合成直链淀粉(Denyer *et al*, 1995; Schaffer and Petreikov, 1997)。而且 GBSS 需在淀粉粒形成一定的晶体结构以后才能起催化作用(Evers and Linstead, 1977)。此外,与淀粉合成有关的酶还有分支酶和脱支酶,分支酶在淀粉合成中的作用是通过 α -1,6 糖苷键,从而形成分支的糖链(Preiss, 1988; Weegels *et al*, 1996),脱支酶的作用则是从淀粉长链上切下一个个短链,为淀粉的合成提供“淀粉引物”(Ball *et al*, 1996)。

关于淀粉代谢研究的另一个热点是对淀粉合成的关键酶的探讨(Martin and Smith, 1995; Schaffer and Petreikov, 1997)。根据目前的研究结果,腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶、淀粉合成酶和分支酶是控制淀粉合成的三个关键酶(Schaffer and Petreikov, 1997)。腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶在许多植物叶片及贮藏器官中都有发现。在植物叶片中它受变构调节,被 3-磷酸甘油酸激活而被无机磷酸所抑制。3-磷酸甘油酸与无机磷酸的比值可以影响其活性(Preiss, 1988; Martin and Smith, 1995)。贮藏器官中,腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶受 3-磷酸甘油酸和无机磷酸的调节作用远远小于叶片(Weber *et al*, 1995)。它催化的 ADPG 的合成过程被认为是淀粉生物合成的第一个关键调节位点。其证据主要来自三个方面:1)突变体的研究,腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶缺失的突变体淀粉含量明显降低(Smith *et al*, 1989)。2)转基因植物的研究,在马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)中转入腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶的反义基因,酶活性几乎完全被抑制,淀粉产量也降低(Muller-Rober *et al*, 1994)。3)基因过量表达的效应,在烟草(*Nicotiana tabacum* L.)、马铃薯、番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)中,对无机磷酸抑制作用不敏感的大肠杆菌的腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶的过量表达,能使淀粉积累增加(Stark *et al*, 1992)。可溶性淀粉合成酶(SSS)在控制贮藏器官淀粉合成方面可能比腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶更重要。因为不仅 SSS 缺失的雷氏衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)突变体淀粉合成显著降低(Fontaine, 1993),而且该酶的活性对温度极为敏感,存在“Knockdown”现象(Keeling *et al*, 1993)。即温度超过 25 °C,酶活性显著降低。而与淀粉合成有关的其它酶均无“Knockdown”现象(Jenner *et al*, 1993)。淀粉粒结合态淀粉合成酶(GBSS)是控制直链淀粉合成的关键酶得益于突变体的研究。马铃薯突变体 *amf* 缺少 GBSS 活性,仅含支链淀粉(Hovenkamp-hermelink *et al*, 1987),这种突变体转入野生型 *amf* 基因,又恢复了直链淀粉的合成(Van Der Leij *et al*, 1987)。分支酶的作用主要是决定支链淀粉的分支结构(Smith *et al*, 1995),其证据主要来源于对分支酶同形体的研究(Takeda *et al*, 1993)。综观前人关于淀粉代谢生理生态研究的对象,主要集中在小麦、玉米、马铃薯等农作物上,关于其它植物淀粉代谢的研究尚少。

4 植物非结构性贮存碳水化合物含量的变化

碳水化合物代谢是植物最基本的代谢过程之一,许志信等(1989)和白永飞等(1989)在内蒙古典型草原就草原牧草碳水化合物含量的变化及其在植株不同部位的分布规律进行了较详细的研究。而国外学者此方面的工作主要集中在碳水化合物含量的变化对温度和水分的响应机制上(Jeong and Housley, 1990; Loewe *et al*, 2000)。碳水化合物含量变化对低温的响应,以 Gaudet 等的研究颇具代表性。他们自 20 世纪 80 年代就开始对加拿大北

温带和亚寒带生态系统的多种作物和牧草对严寒的适应机制进行研究,他们认为秋季碳水化合物的大量积累是冬小麦等农作物和多年生牧草能耐严寒的重要原因。关于碳水化合物含量对水分胁迫响应亦有较多研究(Volaire and Gondoin, 1996; Schellenbaum *et al.*, 1999)。水分胁迫不仅影响碳水化合物的分配而且影响蔗糖库的大小(Quick *et al.*, 1992; Garcia *et al.*, 1997),尽管干旱胁迫下碳素同化总量下降,但可溶性碳水化合物的含量增加,这样可以提高细胞的渗透势,与此相对应的是蔗糖磷酸合成酶活性的提高和蔗糖合成的增加(Quick *et al.*, 1992);但是,菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.)却表现为水分胁迫下蔗糖磷酸合成酶活性的降低,同时以淀粉的合成速率降低更大的幅度来提高蔗糖的浓度(Vassey and Sharkey, 1989)。可见,不同植物碳水化合物含量变化对水分胁迫的响应机制是不同的。应该特别指出的是植物碳水化合物代谢对低温、干旱等逆境条件均表现为植株可溶性碳水化合物含量的提高,不仅在于可溶性碳水化合物参与细胞的渗透调节作用,更重要的原因可能在于许多可溶性碳水化合物是植物适应环境的信号物质(Sheen *et al.*, 1999; Gibson, 2000)。“糖信号”的研究目前在国际上已成为植物学领域的一个热点。已有证据表明,可溶性碳水化合物中葡萄糖、果糖、蔗糖、和低聚合度的果聚糖均可能是信号物质(Koch, 1996; Gibson, 2000)。

关于人为因素对植物碳水化合物代谢的影响,前人的研究多集中在刈牧强度与牧草碳水化合物含量的关系上。早在 20 世纪 50~60 年代,人们就注意到牧草刈割后的再生能力与地上留茬和地下根系的碳水化合物水平密切相关(Davies, 1965)。但是,对牧草碳水化合物含量变化与刈牧强度的关系的深入研究却是自 20 世纪 90 年代开始的(Housley *et al.*, 1991; Fulkerson and Slack, 1994),近来更加受到重视(Donaghy and Fulkerson, 1998)。迄今,碳水化合物中的葡萄糖、果糖、蔗糖、低聚合度果聚糖、高聚合度果聚糖、淀粉的含量与刈牧强度的关系已均有报道(Housley *et al.*, 1991; Donaghy and Fulkerson, 1998; Vanderklein and Reich, 1999)。Fulkerson 和 Slack(1994)根据水溶性碳水化合物在根系、留茬和叶片中含量的变化及与叶片数的关系提出了澳大利亚多年生黑麦草刈割的形态指标和生理指标。白永飞等(1994)对我国内蒙古典型草原牧草碳水化合物含量变化对刈割的响应进行了探讨。但是这些工作多是从营养物质角度对各种非结构性碳水化合物进行研究的,从信号物质角度进行此方面的研究尚未见报道。

综上所述,前人对植物非结构性贮藏碳水化合物的代谢已进行了较多研究,对蔗糖、果聚糖、淀粉等碳水化合物代谢的基本途径已经有了初步的了解,特别是对于各代谢过程的关键酶的研究已取得了可喜的进展,但是关于非结构性碳水化合物代谢对环境因子和人为因素的响应机制尚不完全清楚,近年来关于“糖信号”在植物生长发育过程中的作用虽然日益受到重视,但是各种非结构性碳水化合物作为信号物质在生态系统中的作用还有待于进一步探讨。

参 考 文 献

- 白永飞, 许志信, 李德新, 1996. 典型草原主要牧草植株贮藏碳水化合物分布部位的研究. 中国草地, (1): 7~9
白永飞, 段淳清, 额尔敦达来, 王明玖, 许志信, 1994. 刈割对牧草贮藏碳水化合物含量变化的影响. 内蒙古农牧学院学报, 15(4): 48~53

- 苏丽英, 吴勇, 於新建, 夏叔芳, 1989. 水稻叶片蔗糖磷酸合成酶的一些特性. 植物生理学报, **15**(2): 117 ~ 123
- 夏叔芳, 徐建, 苏丽英, 於新建, 1989. 水稻叶片的蔗糖合成酶. 植物生理学报, **15**(3): 239 ~ 243
- 许志信, 白水飞, 段淳清, 1994. 草原牧草贮藏碳水化合物含量变化规律的研究. 草业学报, **3**(4): 27 ~ 31
- Archbold H K, 1940. Fructosans in the monocotyledons, a review. *New Phytol*, **39**: 185 ~ 219
- Ball S, Guan H-P, James V. 1996. From glycogen to amylopectin: a model explaining the biogenesis of the plant starch granule. *Cell*, **86**: 349 ~ 352
- Borrell A K, Incoll L P, Simpson R J, Dalling V J, 1989. Partitioning of dry matter and the deposition and use of stem reserves in a semi-dwarf wheat crop. *Ann Bot*, **63**: 527 ~ 539
- Cairns A J, Pollock C J, 1988. Fructan biosynthesis in excised *Lolium temulentum* L. I. Chromatographic characterization of oligofructans and their labeling patterns following $^{14}\text{CO}_2$ feeding. *New Phytol*, **109**: 399 ~ 405
- Cairns A J, Nash R, Machado de carvalho M-A, Sims I M, 1999. Characterization of the enzymatic polymerization of 2,6-linked fructan by leaf extracts from timothy grass (*Phleum pratense*). *New Phytol*, **142**: 79 ~ 91
- Champigny M L, 1995. Integration of photosynthetic carbon and nitrogen metabolism in higher plants. *Photosyn Res*, **46**: 117 ~ 127
- Chatterton N J, Harrison P A, Bennett J H, Asay K H, 1989. Carbohydrate partitioning in 185 accessions of Gramineae grown under warm and cool temperature. *J Plant Physiol*, **134**: 169 ~ 179
- Davies A, 1965. Carbohydrate levels and regrowth in perennial ryegrass. *Journal of Agricultural Science*, **65**: 213 ~ 221
- Denyer K, Foster J, Smith A M, 1995. The contributions of adenosine 5'-diphospho-glucose pyrophosphorylase and starch branching enzyme to the control of starch synthesis in developing pea embryos. *Planta*, **97**: 57 ~ 62
- Donaghy D J, Fulkerson W J, 1998. Priority for allocation of water-soluble carbohydrate reserves during regrowth of *Lolium perenne*. *Grass Forage Science*, **53**: 211 ~ 218
- Douglas P, Pigaglio E, Ferrer A, 1997. Three spinach leaf nitrate reductase - 3-hydroxy-3-methylglutaryl- CoA reductase kinases that are regulated by reversible phosphorylation and/or Ca^{2+} ions. *Biochemical Journal*, **325**: 101 ~ 109
- Duff S M G, Giglioli-guivarch N, Pierre J N, 1996. *In-situ* evidence for the involvement of calcium and bundle-derived photosynthetic metabolites in the C4 phosphoenolpyruvate- carboxylase kinase signal-transduction chain. *Planta*, **199**: 467 ~ 474
- Echeverria E, Salvucci M E, Gonzalez P, 1997. Physical and kinetic evidence for an association between sucrose-phosphate synthase and sucrose-phosphate phosphatase. *Plant Physiol*, **115**: 223 ~ 227
- Edelman J, Dickerson A G, 1966. The metabolism of fructose polymers in plants. Transfructosylation in tubers of *Helianthus tuberosus* L. *Biochem J*, **98**: 787 ~ 794
- Evers A P, Lindley J, 1977. The particle size distribution in the wheat endosperm starch. *J Sci Food Agric*, **28**: 98 ~ 110
- Fontaine T, Dhulst E, Maddelein M L, 1993. Towards an understanding of biogenesis of starch granule: Evidence that *Chlamydomonas* soluble starch synthase controls the synthase of intermediate size glucan of amylopectin. *J Biol Chem*, **268**: 126230 ~ 126237
- Foyer C H, Valadier M H, Migge A, Becker T W, 1998. Drought-induced effects on nitrate reductase activity and mRNA and on the coordination of nitrogen and carbon metabolism in maize leaves. *Plant Physiol*, **117**: 283 ~ 292
- Fulkerson W J, Slack K, 1994. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. I. Effect of water-soluble carbohydrates and senescence. *Grass and Forage Science*, **49**: 373 ~ 377
- Garcia A B, Engler J A, Iyer S, Gerats T, van Montague M, 1997. Effects of osmoprotectants upon NaCl stress in rice. *Plant Physiol*, **115**: 159 ~ 169
- Gaudet D A, Laroche A, Yoshida M, 1999. Low temperature-wheat-fungal interactions: A carbohydrate connection. *Physiol Plant*, **106**: 437 ~ 444
- Gibson S I, 2000. Plant sugar-response pathway. Part of a complex regulatory web. *Plant Physiol*, **124**: 1532 ~ 1539
- Hendry G A F, Wallace R K, 1993. The origin distribution and evolutionary significance of fructans. In: Suzuki M, Chatterton N J eds, Science and Technology of Fructan. Boca Raton FL, USA: CRC Press, 119 ~ 139
- Ho L C, 1996. Tomato. In: Zamski E, Schaffer AA eds, Photoassimilate Distribution in Plant and Crops. New York: Dekker, 709 ~ 728
- Hovenkamp-hermelink J H M, Jacobsen E, Ponstein A S, 1987. Isolation of an amylose-free starch mutant of potato. *Theor Appl Genet*, **75**: 217 ~ 222
- Housley T L, Volence J J, 1988. Fructan content and synthesis in leaf tissues of *Festuca arundinacea*. *Plant Physiol*, **86**: 1247 ~ 1251
- Housley T L, Pollock C J, 1985. Photosynthesis and carbohydrate metabolism in detached leaves of *Lolium temulentum* L. *New Phytol*, **99**: 499 ~ 507
- Housley T L, Kanabus J, Carpita N C, 1989. Fructan synthesis in wheat leaf blades. *J Plant Physiol*, **134**: 192 ~ 195
- Housley T L, Gibeau D M, Carpita N C, Sims I, Pollock C J, 1991. Fructosyl transfer from sucrose and oligosaccharides during fructan synthesis in excised leaves of *Lolium temulentum* L. *New Phytol*, **119**: 491 ~ 497
- Huber S C, Nielsen T H, Huber J L A, Pharr D M, 1989. Variation among species in light activation of sucrose phosphate synthase. *Plant Cell Physiol*, **30**: 277 ~ 285

- Huber S C, Huber J L, 1996. Role and regulation of sucrose-phosphate synthase in higher plants. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 47: 431-444
- Jenner C F, Siwek K, Hawker J S, 1993. The synthesis of [^{14}C]starch from [^{14}C]sucrose in isolated wheat grains is dependent upon the activity of soluble starch synthase. *Aust Journal of Plant Physiol*, 20: 329-335
- Jeong B R, Housley T L, 1990. Fructan metabolism in wheat in alternating warm and cold temperatures. *Plant Biol*, 93: 902-906
- Keeling P L, Bacon P J, Holt D C, 1993. Elevated temperature reduces starch deposition in wheat endosperm by reducing the activity of soluble starch synthase. *Planta*, 191: 342-351
- Keeling P L, Wood J R, Tyson R H, Bridges I G, 1988. Starch biosynthesis in developing wheat grain. *Plant Physiol*, 87: 311-319
- Koch K E, 1996. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Ann Rev Plant Physiol and Plant Mol Biol*, 47: 509-540
- Koch K E, Ying Z, Wu Y, Avigne W T, 2000. Multiple paths of sugar-sensing and a sugar/oxygen overlap for genes of sucrose and ethanol metabolism. *Journal of Experimental Botany*, 51: 417-427
- Kühbauch W, Thome U, 1989. Nonstructural carbohydrates of wheat stem as influenced by sink-source manipulation. *J Plant Physiol*, 134: 243-250
- Leloir L F, Cardini C E, 1955. The biosynthesis of sucrose phosphate. *J Biol Chem*, 214: 157-165
- Loewe A, Einig W, Shi L, Dizengremel P, Hampp R, 2000. Mycorrhiza formation and elevated CO_2 both increase the capacity for sucrose synthesis in source leaves of spruce and aspen. *New Phytol*, 145: 65-574
- Lunn J E, Furbank R T, 1999. Sucrose biosynthesis in C_4 plants. *New Phytol*, 143: 221-237
- Lüscher M, Hochstrasser U, Boller T, Wiemken A, 2000. Isolation of sucrose : sucrose 1-fructosyltransferase (1-SST) from barley (*Hordeum vulgare*). *New Phytol*, 145: 225-232
- Martin C, Smith A M, 1995. Starch biosynthesis. *Plant Cell*, 7: 971-985
- McGrath D, 1988. Seasonal variation in the water soluble carbohydrates of perennial and Italian ryegrass under cutting condition. *Irish J Agric Res*, 27: 131-139
- Monroy A F, Sangwen V, Dhindsa R S, 1998. Low temperature signal transduction during cold accumulation : protein phosphatase 2A as an early target for cold-inactivation. *Plant Journal*, 13: 653-660
- Muller-Rober B, Sonnewald U, Willmitzer L, 1994. Inhibition of the ADP-glucose pyrophosphorylase in transgenic potatoes leads to sugar-storing tubers and influences tuber storage protein genes. *EMBO J*, 11: 1229-1233
- Neuhaus H E, Quick W P, Siegl G, Stitt M, 1990. Control of photosynthate partitioning in spinach leaves: Analysis of the interaction between feedforward and feedback regulation of sucrose synthesis. *Planta*, 181: 583-592
- Pollock C J, and Cairns A J, 1991. Fructan metabolism in grasses and cereals. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 42: 77-101
- Pollock C J, and Jones T, 1979. Seasonal patterns of fructan metabolism in forage grasses. *New Phytol*, 83: 9-15
- Pollock C J, 1986. Fructans and the metabolism of sucrose in vascular plants. *New Phytol*, 104: 1-24
- Pollock C J, Housley T L, 1985. Light-induced increase in sucrose phosphate synthase activity in leaves of *Lolium temulentum*. *Annals of Botany*, 55: 593-595
- Preiss J, 1988. Biosynthesis of starch and its regulation. In: Preiss J eds. *The Biochemistry of Plants*, Vol 3. New York: Academic Press, 371-378
- Preiss J, Sivak M, 1990. Starch synthesis in sinks and sources. In: Zamski E, Schaffer AA eds. *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops*. New York: Dekker, 63-94
- Quick W P, Chaves M M, Wendler R, David M, 1992. The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant Cell and Environment*, 15: 25-35
- Ruffy T W, Kerr P S, Huber S C, 1983. Characterization of diurnal changes in activities of enzymes involved in sucrose biosynthesis. *Plant Physiol*, 73: 428-433
- Schaffer AA, Petreikov M, 1997. Sucrose-starch metabolism tomato fruit undergoing transient starch accumulation. *Plant Physiol*, 113: 739-746
- Schellenbaum L, Sprenger N, Schlepp H, Wiemken A, Boller T, 1999. Effects of drought, transgenic expression of a fructan synthesizing enzyme and of mycorrhizal symbiosis on growth and soluble carbohydrate pools in tobacco plants. *New Phytol*, 142: 67-77
- Schnyder H, Nelson C J, 1989. Growth rates and assimilate partitioning in the elongation zone of tall fescue leaf blades at high and low irradiance. *Plant Physiol*, 90: 1201-1206
- Sheen J, Zhou L, Jang J-C, 1999. Sugar as signaling molecules. *Curr Opin Plant Biol*, 2: 1001-1008
- Smith D, 1973. The nonstructural carbohydrate. In: Butler GW, Bailey RW eds. *The Biochemistry of Herbage*. New York: Academic, 105-155
- Smith A M, Bettley M, Bedford I D, 1989. Evidence that the *hlo* locus alters the starch content of developing pea embryo through an effect on ADP-glucose pyrophosphorylase. *Plant Physiol*, 89: 1279-1284
- Smith A M, Denyer K, Martin C R, 1995. What controls the amount and structure of starch in store organ. *Plant Physiol*, 95: 673

-680

- Smouter H, Simpson R J, 1989. Occurrence of fructans in the Gramineae (Poaceae). *New Phytol*, 111: 359~368
- Spollen W G, Nelson C J, 1988. Characterization of fructan from mature leaf blades and elongation zones of developing leaf blades of wheat, tall fescue, and timothy. *Plant Physiol*, 88: 1349~1353
- Stark D M, T ⁱ K P, Barry G F, 1992. Regulation of the amount of starch in plant tissue by ADP-glucose pyrophosphorylase. *Science*, 258: 287~291
- Stitt M, Wilke I, Feil R, Heldt H W, 1988. Coarse control of sucrose-phosphate synthase in leaves: alterations of the kinetic properties in response to the rate of photosynthesis and the accumulation of sucrose. *Planta*, 174: 217~230
- Takeda Y, Guan H P, Preiss J, 1993. Branching of amylose by the branching isoenzymes of maize endosperm. *Carbohydrate Res*, 240: 253~561
- Van den Ende W, Roover J D, Laere A V, 1999. Effect of nitrogen concentration on hctan metabolizing enzymes in young chicory plants (*Cichorium intybus*). *Physiol Plant*, 105: 2~8
- Van Der Leij F R, Visser R G F, Oosterhaven K, 1987. Complementation of the amylose-free starch mutant of the potato. *Theor Appl Genet*, 75: 217~223
- Vanderklein D W, Reich P B, 1999. The effect of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth, and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespans and growth habits. *New Phytol*, 144: 121~132
- Vassey T L, Sharkey T D, 1989. Mild water stress of *Phaseolus vulgaris* plants leads to reduced starch synthesis and extractable sucrose phosphate synthase activity. *Plant Physiol*, 89: 1066~1070
- Vergauwen R, Van den Ende W, Laere A V, 2000. The role of hctan in flowering of *Campanula rapunculoides*. *J Exp Botany*, 51: 1261~1266
- Volair F, Gandoin J M, 1996. The effect of age of the sward on the relationship between water-soluble carbohydrate accumulation and drought survival in two contrasted populations of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Grass and Forage science*, 51: 190~198
- Wagner W, Wiemken A, 1987. Enzymology of fructan synthesis in grasses. *Plant Physiol*, 85: 706~710
- Wagner W, Keller F, Wiemken A. 1983. Fructan metabolism in cereals: Induction in leaves and compartmentation in protoplasts and vacuoles. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 112: 359~372
- Weber H, Heim U, Borisjuk L, Wobus U, 1995. Cell-type specific, coordinate expression of two ADP-glucose pyrophosphorylase genes in relation to starch biosynthesis during seed development of *Vicia faba* L. *Planta*, 195: 352~361
- Weegels P I, Pijpekamp A M, Van de Graveland A, 1996. Depolymerisation and repolymerisation of wheat glutenin during macropolymer content and quality parameters. *J Cereal Sci*, 23: 103~114